BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

zoologie 308

BULLETIN

du

MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur: Pr M. VACHON.

Comité directeur : Prs J. Dorst, C. Lévi et R. Laffitte. Conseillers scientifiques : Dr M.-L. Bauchot et Dr N. Hallé.

Rédacteur : Mme P. Dupérier.

Le Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1^{re} série, et les tomes 1 à 42 (1929-1970), constituant la 2^e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le Bulletin 3º série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser:

- pour les échanges, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62);
- pour les abonnements et les achats au numéro, à la Librairie du Muséum, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425);
- pour tout ce qui concerne la rédaction, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1977

Abonnement général : France, 530 F; Étranger, 580 F.

ZOOLOGIE: France, 410 F; Étranger, 450 F.

Sciences de la Terre : France, 110 F; Étranger, 120 F.

BOTANIQUE: France, 80 F; Étranger, 90 F.

Écologie générale: France, 70 F; Étranger, 80 F.

Sciences physico-chimiques: France, 25 F; Étranger, 30 F.

International Standard Serial Number (ISSN): 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE 3e série, nº 445, mars-avril 1977, Zoologie 308

Transformations histologiques et cytologiques post-traumatiques chez la Démosponge Suberites massa Nardo

par Jean-Pierre Diaz *

Résumé. — Les prélèvements réguliers de fragments d'Éponges élevées dans leur milieu naturel, en vue d'étudier le cycle biologique annuel, provoquent d'importantes transformations histologiques en particulier chez les individus de petite taille. Les canaux aquifères et les eorbeilles vibratiles disparaissent à la suite d'une modification fonctionnelle des diverses catégories cellulaires. Certaines d'entre elles peuvent subir une dédifférenciation totale leur faisant aequérir la structure de l'archéocyte hyalin, tandis que les autres semblent avoir acquis une différenciation définitive. Les transformations post-traumatiques apparaissent irréversibles et conduisent à la dégénérescence de la zone atteinte et, dans certains cas, de toute l'Éponge. Avant de dégénérer, les archéocytes hyalins peuvent évoluer massivement dans une voie gamétogénétique aberrante. En particulier, l'ovogenèse n'aboutit pas à la maturité des ovocytes.

Abstract. — Post-traumatic histological and cytological transformations in the Demospongiae Suberites massa Nardo. — The regular samplings from Sponges reared in their natural surroundings, with a view to study the annual biological cycle, induces important histological transformations, especially in some small sized specimens. The aquiferous canals and the flagellated chambers disappear as a result of a functional rupture of various cell types. Some of them can dedifferienciate into hyaline archeocytes, while others seem to be permanently differenciate. The post-traumatic transformations appear to be non-reversing and lead to the degenerative process of the area and, in some cases, of the whole Sponge which are affected. Before to degenerate, the hyaline archeocytes, can develop in large numbers in an abnormal gametogenetic way. Specially in the ovogenesis, the oocytes do not come to maturity.

De nonibreuses études histologiques ont montré que chez les Métazoaires certaines cellules différenciées pouvaient revenir vers un état indifférencié proche de l'état embryonnaire, susceptible d'intervenir au cours des processus de régénération (Hay, 1968, chez les Vertébrés; Huet, 1966, chez les Échinodermes; Thouveny, 1967, Boilly, 1968, chez les Annélides; Emig, 1973, chez les Phoronidiens; Brien, 1942, Brien et Reniers Decoen, 1955, Haynes et Burnett, 1963, chez les Chidaires). Ce problème a également intéressé les Spongiologues dont les travaux relatent deux types d'expériences de régénération post-traumatique. Le premier, depuis les célèbres expériences de Wilson (1907), fait appel à la dissociation cellulaire (Huxley, 1921; Galtsoff, 1925a et b; Wilson et Penney, 1930; Fauré-Fremiet 1932a; Brien, 1937; Ganguly, 1960; Borojevic et Lévi, 1964a

^{*} Laboratoire de Biologie animale, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 34060, Montpellier-Cedex.

et b, 1965; Connes, 1968; Korotkova, 1970; Bagby, 1972). Dans le second, des amputations ou des lésions de natures diverses sont pratiquées sur les Éponges (Maas, 1910b; Paris, 1961; Korotkova, 1962; Tuzet et Paris, 1963; Korotkova et coll., 1965; Connes, 1968; Thiney, 1972, Harrison, 1972; Sukhodol'Skaya et coll., 1974). La plupart de ces travaux soulignent le rôle primordial que peuvent avoir les archéocytes, considérés comme des cellules totipotentes, dans les processus de régénération. La diminution numérique de ces éléments coïncide avec une diminution des capacités de régénération chez Spongilla lacustris ayant subi une succession de traumatismes (Brøndsted, 1953).

L'analyse des possibilités de dédifférenciation des cellules a pu également être abordée au cours de l'étude des perturbations du fonctionnement de l'Éponge. Ces dernières sont enregistrées sous l'influence de parasites ou de corps étrangers (Dubosco et Tuzet, 1936; Tuzet et Paris, 1964; Connes, 1968; Connes et coll., 1971; et sous l'action de certains facteurs écologiques (Maas, 1910a; Müller, 1911; Fauré-Fremiet, 1932b; Penney, 1933; Lévi, 1956; Simpson, 1968).

Ces nombreux travaux révèlent que des espèces différentes ont des réactions histologiques diverses qui conduisent les auteurs à des conclusions contradictoires. Elles peuvent être résumées dans la série de questions posées par Wilson (1932) à propos des problèmes de morphogenèse chez les Éponges. Cet auteur fait ainsi le tour des différentes hypothèses établies au cours des travaux antérieurs ou pouvant être à la base des futures recherches. Différentes voies sont offertes à l'Éponge pour sa reconstitution :

- 1. la morphallaxie, c'est-à-dire l'utilisation des éléments différenciés de l'Éponge souche;
- 2. la différenciation de toutes les cellules qui passeraient par un stade embryonnaire à partir duquel la réorganisation de l'Éponge s'effectuerait;
- 3. l'élimination de tous les éléments différenciés qui seraient phagocytés par les archéocytes ; il se formerait une masse quasi embryonnaire analogue à celle des gemmules ;
- 4. la disparition des éléments différenciés par cytolyse ; les archéocytes qui persistent auraient soit un rôle passif soit un rôle inducteur de la dégénérescence ;
 - 5. une combinaison possible des quatre voies précédentes.

Il nous a semblé que l'Éponge Suberites massa Nardo pouvait, dans certains cas, apporter quelques éclaircissements à ces questions. En effet, des transformations anatomiques et morphologiques sont observées tout au long du cycle annuel. Elles s'accompagnent d'une importante dynamique cellulaire qui modifie l'équilibre existant entre les différentes catégories de cellules. Ces dernières subissent des fluctuations numériques sous l'influence des facteurs écologiques ou en relation avec la croissance de l'Éponge, sa gamétogenèse ou la crise post-sexuelle qu'elle subit. Pour analyser ce cycle annuel, nous avons été amené à amputer périodiquement le même lot d'Éponges, élevé dans son milieu naturel : l'étang de Thau. Les prélèvements réguliers de fragments sur chaque individu ont déterminé des lésions dont les premières n'ont occasionné que des phénomènes de cicatrisation localisés sans influence sur le reste de l'Éponge. En revanche, la répétition de ces traumatismes a provoqué chez quelques individus un certain nombre de perturbations. Elles se manifestent d'abord par un bouleversement histologique, qui souligne l'importance des

archéocytes hyalins, puis par une dégénérescence massive des tissus précédée ou non d'une évolution gamétogénétique de ces archéocytes hyalins.

Matériel et méthodes

Nous avons récolté par dragage un lot d'Éponges appartenant à l'espèce Suberites massa Nardo qui est très fréquente dans l'étang de Thau. Dans le but d'étudier leur cycle biologique annuel, nous les avons placées en élevage dans des cages en plastique immergées dans leur milieu naturel, au niveau des parcs ostréicoles de Mèze. Régulièrement, nous avons prélevé de chacune

d'elle un fragment observé ensuite en microscopie.

L'étude ultrastructurale a été réalisée après simple fixation, au tétroxyde d'osmium à 2 % dans un tampon phosphate à pH 7,2 dont l'osmolarité a été ajustée à 1140 mOsM par addition de Nacl ou après double fixation, au glutaraldéhyde à 3 % — tétroxyde d'osmium à 1 % dans un tampon cacodylate de mêmes pH et osmolarité que précédemment. Les coupes ultrafines ont été contrastées par la double coloration acétate d'uranyle — citrate de plomb selon Reynolds (1963).

1. — Modifications histologiques post-traumatiques

1. Observations générales

Ce n'est qu'après avoir suhi un certain nombre de prélèvements, dont le volume représente plus de la moitié de celui de l'Éponge, que certains individus, sains au moment de leur récolte, présentent les modifications histologiques suivantes :

L'ectosome, région périphérique de l'Éponge dépourvue de chambres choanocytaires (Borojevic et coll., 1968), montre une modification qualitative de sa composition cellulaire avec apparition de nombreuses cellules nucléolées enchâssées dans un collagène plus ou moins épais (pl. I, a).

Le choanosome subit également une transformation caractérisée par la prédominance des cellules nucléolées (pl. I, b, c, d). L'équilibre existant normalement entre les différentes catégories cellulaires est rompu en faveur des cellules indifférenciées et polyvalentes : les archéocytes hyalins ou polyblastes au sens de Tuzet et Pavans de Ceccatty (1955). Ces cellules pourront ultérieurement s'engager dans la gamétogenèse ou dégénérer (pl. VI, d).

A côté des archéocytes hyalins persistent des cellules grises, des collencytes, des cellules sphéruleuses ainsi que quelques chaonocytes et pinacocytes plus ou moins dégénérescents.

Toutes ces cellules sont enchâssées dans des sortes de logettes d'épaisseur variable, formées de fibrilles de collagène.

Le système aquifère est aussi profondément atteint. Tous les petits canaux ont disparu. Il ne subsiste que quelques gros canaux en voie de résorption. Ils sont rarement bordés de pinacocytes et ont perdu le manchon collencytaire qui les caractérise.

2. Comportement de différents types cellulaires au cours de ces transformations

La réaction post-traumatique s'étend de proche en proche dans les tissus de l'Éponge sans en affecter la densité cellulaire (pl. I, b et c). A ce niveau, nous n'avons observé aucune activité mitotique. L'apparition en grand nombre des archéocytes hyalins pourrait alors être due à la transformation de cellules différenciées. Certaines catégories peuvent subir cette transformation tandis que d'autres semblent incapables de se dédifférencier et persistent dans le tissu réactionnel.

a — Les choanocytes

Dans les zones réactionnelles, les corbeilles vibratiles se désintègrent progressivement et les choanocytes se transforment en archéocytes. Des observations semblables ont été faites par Tuzet et Paris (1963) chez Sycon raphanus et par Connes (1968) chez Tethya lyncurium au cours de processus de régénération.

La dédifférenciation des choanocytes (pl. II, a et b) est marquée par une augmentation volumétrique considérable du noyau et du cytoplasme, par l'apparition d'un nucléole et par la disparition de la collerette et du flagelle.

Au terme d'une dédifférenciation massive, il ne subsiste plus du tissu originel que quelques rarcs corbeilles vibratiles pauvres en choanocytes plus ou moins dégénérés. Il est remplacé par un tissu particulier riche en archéocytes hyalins (pl. I, d).

b - Les archéocytes

Dans l'Éponge saine, les archéoeytes subissent des fluctuations numériques importantes. Certains se caractérisent par la présence dans leur eytoplasme de nombreuses inclusions; d'autres en renferment très peu ou pas du tout d'où le qualificatif d'hyalin qui leur a été donné. Ces derniers persistent dans le tissu réactionnel et il est impossible de les distinguer de ceux qui proviennent d'une dédifférenciation d'autres catégories cellulaires.

Les archéoeytes possédant des inclusions les résorbent et passent à l'état hyalin (pl. IV, a). La disparition de ces inclusions est concomitante d'une accumulation significative de glycogène mise en évidence par la technique de Therr (1967). Très rarement, quelques archéoeytes semblent rejeter le contenu de leurs inclusions dans le milieu.

e — Les pinacocytes

L'étude des exopinaeocytes, qui assurent le revêtement externe de l'Éponge, est dissibilité à eause de la destruction permanente de l'exopinaeoderme, phénomène également observé par Vacelet (1971) chez Verongia cavernicola. Leur évolution n'a pu de ce fait être suivie.

Le système aquifère disparaît au cours des modifications histologiques post-traumatiques. Les endopinacocytes qui forment leur paroi se transforment en archéocytes hyalins (pl. I, c; pl. IV, a, b et e). Au cours de cette dédifférenciation, leur longueur se réduit et le corps cellulaire s'épaissit. Un nucléole apparaît et s'accroît en même temps que le noyau; il continue de se développer pendant que la cellule s'hypertrophie. Les dictyosomes se multiplient, les mitochondries deviennent très nombreuses. La cellule acquiert progressivement la structure de l'archéocyte hyalin.

d — Les sclérocytes

Dans le tissu réactionnel, les selérocytes sont absents tandis que les spicules persistent ; on les retrouve associés à un feutrage de fibrilles de collagène dans les anciennes travées squelettiques. Leur disparition pourrait être expliquée soit par leur dégénéreseence soit par leur transformation en une autre eatégorie eellulaire. Bien que Κοποτκονλ (1962) signale ehez Leucosolenia complicata la transformation des seléroeytes en seléroblastes eapables de mouvements amœboïdes et de migrations vers les zones en régénération, leur dédifférenciation totale n'a jamais été prouvée.

e — Les cellules sphéruleuses

Les cellules sphéruleuses sont des éléments très rares dans l'Éponge saine. Nous les retrouvons dans les mêmes proportions au début des modifications histologiques post-traumatiques : elles semblent done incapables de se dédifférencier.

f — Les cellules grises

Sous le terme de eellules grises, nous avons groupé différents éléments earaetérisés par la présence d'inclusions eytoplasmiques osmiophiles de forme sphérique ou en haltère (Connes et eoll., 1972). Ce eritère morphologique apparaît insuffisant. En accord avec la définition qu'en donne Boury-Esnault (1975) nous réserverons ee nom aux cellules dont le cytoplasme est particulièrement riche en glycogène.

Les cellules grises, chez Suberites massa, sont fréquentes et très mobiles entre les corbeilles vibratiles. Elles semblent avoir acquis une différenciation définitive et ne paraissent pas capables de se dédifférencier. En effet, au début de la réaction de l'Éponge aux traumatismes, elles demeurent parmi les archéocytes hyalins et aucun cliché ne suggère leur transformation en élément nucléolés.

g — Les collencytes et les cellules apparentées

La distinction entre colleneytes et cellules grises pose quelques difficultés si elle n'est basée que sur des caractères morphologiques superficiels. Cependant, on peut les séparer par la présence massive de glycogène dans les cellules grises, par la nature différente des inclusions osmiophiles d'apparence parfois identique dans les deux catégories cellulaires, enfin par la distribution de ces cellules dans l'Éponge. Les colleneytes se localisent au niveau de l'ectosome, autour des canaux de gros diamètre, où ils peuvent devenir contractiles, et dans les travées squelettiques. Certains d'entre eux, demeurés dans les zones à collagène lâche, affectent des formes étirées ou étoilées.

Comme les cellules grises et les cellules sphéruleuses, les colleneytes et leurs dérivés semblent également être une fin d'évolution : aueun eliehé ne suggère leur possible transformation en archéocytes hyalins au cours de la réaction tissulaire post-traumatique. Cependant, la plupart des colleneytes subissent une mobilisation. Ils sont encore nombreux au niveau de l'ectosome et des travées squelettiques, mais ceux qui sont situés autour des canaux migrent dans les zones environnantes (pl. III, e).

II. — ÉVOLUTION DES CELLULES APRÈS LA RÉACTION MASSIVE DE DÉDIFFÉRENCIATION

La réaction de l'Éponge, localisée ou généralisée, se déroule suivant le même schéma mais les diverses cellules qui composent le tissu réactionnel évoluent différemment avant de dégénérer.

A. — ÉVOLUTION DES ARCHÉOCYTES HYALINS

Contrairement à leur comportement dans l'Éponge saine, les archéocytes hyalins semblent avoir perdu la faculté de se diviser et de synthétiser des inclusions de réserves. Il sont également incapables, du moins dans nos conditions expérimentales, de redonner les différentes eatégories cellulaires de l'Éponge, donc de régénérer ses tissus fonctionnels. Par contre, ils peuvent évoluer massivement en gamètes femelles ou mâles.

1. Gamétogenèse (pl. V, a, b, c)

Dans un premier temps, les archéocytes hyalins subissent une importante hypertrophie accompagnée de modifications cytologiques. Leur taille passe de 6,4 à 12,5 μ et le noyau s'accroît de 4 à 6,7 μ . Le nucléole (il y en a parfois 2), toujours pariétal, subit une augmentation de volume. Son diamètre passe de 1 μ à 2,4 μ .

Plusieurs extrusions nucléaires, de dimensions inférieures à 1 μ , sont situées près du noyau. Ces structures ont été fréquemment décrites au cours de la gamétogenèse de divers groupes animaux (Boyer, 1972) et en partieulier de celle de Suberites massa (Diaz et coll., 1975).

Entre les extrusions nucléaires, nous observons l'appareil de Golgi, earactérisé par un grand nombre de dictyosomes, et des chapelets de petites vésicules énigmatiques (pl. V, b). Ces dernières dont le diamètre moyen est de 0,15 μ peuvent être très nombreuses (jusqu'à 50 sur la même photographie). Elles semblent renfermer des rudiments de erêtes et sont parfois limitées irrégulièrement par une double membrane. Ces vésicules n'existent dans aucune cellule de l'Éponge, excepté dans quelques jeunes ovoeytes en voie de dégénérescence.

Le eytoplasme, riehe en mitochondries et parfois en glycogène, renferme rarement des inclusions nutritives. Cependant, certains archéoeytes hyalins vont accumuler quelques phagosomes à la suite d'une phagocytose singulière. Les ecllules grises et les eollencytes qui sont habituellement ou périodiquement phagoeytés ne sont pas les seuls à être ingérés. En effet, les archéocytes hyalins se phagoeytent entre eux (pl. VI, a).

Les archéoeytes hyalins hypertrophiés ressemblent fortement aux jeunes ovocytes de l'Éponge qui dégénèrent sans avoir synthétisé les inelusions vitellines earactéristiques de l'ovogenèse de cette espèce. Ce rapprochement nous paraît d'autant plus logique que, dans certains cas, ils ont poursuivi plus nettement leur évolution dans la voie germinale femelle. Cependant, à l'échelle histologique, ces deux processus sont dissemblables. Au cours de l'ovogenèse, les jeunes ovocytes en dégénérescence ne représentent qu'un faible nombre de cellules de l'Éponge. Par contre, à la suite des lésions répétées, toutes les cellules capables de dédifférenciation se transforment d'abord en archéocytes hyalins puis, selon les cas, en cellules hypertrophiées que nous comparons aux jeunes ovocytes en dégénérescence. Il se forme ainsi une sorte de tissu germinal comme si la zone observée (voire l'Éponge entière) était devenue une gonade.

Certaines Éponges ont eu une évolution plus accentuée dans la voie gamétogénétique femelle. Cependant, le déroulement de ce processus apparaît différent de l'ovogenèse observée chez les Éponges saines : il peut se produire à n'importe quelle période de l'année et

peut durcr plusieurs mois. Certains phénomènes de fusion totale de cellules, la multiplication des phagocytoses, la pauvreté en réserves vitellines de synthèse et le nombre de cellules qui y participent font de ce processus une ovogenèse anormale (pl. VI, d). Il paraît douteux que ces ovocytes évoluent en gamètes. Nous n'en avons jamais observé qui soient prêts à être pondus ou bien qui aient atteint une maturité proche de cet état. Bien au contraire, ils dégénèrent plus ou moins précocement (pl. VI, d).

Un seul individu réagissant aux traumatismes s'est engagé dans la gamétogenèse mâle. Il faut cependant rappeler que la spermatogenèse est rarement observée chez Suberites massa dans les conditions normales (Diaz, 1973). Ce processus s'est effectué à partir des archéocytes hyalins agencés en cystes spermatiques qui ont évolué jusqu'à la formation de spermatozoïdes lesquels ont été émis dans les canaux. Quoique d'apparence normale, cette spermatogenèse s'est déroulée pendant un mois alors que sa durée est bien plus courte chez l'Éponge saine. Elle a cu licu à la fin du printemps et au début de l'été. Il convient de signaler qu'auparavant, au cours du printemps de cette même année, cette Éponge a présenté simultanément des zones en ovogenèse et des zones réagissant aux lésions répétées, riches en archéocytes livalins dont certains évoluaient en ovocytes anormaux.

2. La dégénérescence

En microscopie photonique il est aisé de suivre toutes les étapes conduisant les tissus à leur désintégration. Celle-ei est centripète. L'ectosome disparaît d'abord privant ainsi les parties sous-jacentes d'une protection contre les atteintes extérieures. Les cellules dégénérescentes, enchâssées dans leur logette de collagène, ont un noyau qui devient polymorphe. Le cytoplasme se fragmente et les cellules disparaissent. Pendant quelque temps la trame collagène persiste, avec les logettes vides et de nombreux spieules épars, retenant toutes sortes de débris ; puis elle se désintègre.

La dégénérescence peut intervenir aux différentes étapes de la formation ou de l'évolution des archéocytes hyalins.

En microscopic électronique, le noyau de ces cellules se déforme (pl. VI, b). Au départ, seule une calotte nucléaire devient très sinueuse. L'altération du noyau s'accentuc, gagne toute l'enveloppe nucléaire et aboutit à la formation de très nombreux lobes qui tendent à réduire considérablement le volume nucléaire. Il devient alors difficile, sur certaines coupes, de reconnaître le noyau dans cette structure multilobée à double membrane. Ce caractère ainsi que la présence de dictyosomes et des petites vésicules qui lui sont adossées, notamment au niveau des parties concaves de sa surface, permettent son identification (pl. VI, e).

La membrane cytoplasmique disparaît progressivement et, à ce niveau, la dégradation du cytoplasme est rapide. La cellule se fragmente en nombreuses petites masses arrondies, contenant les différents organites qui se répandent dans le milieu.

B. — ÉVOLUTION DES AUTRES CATÉGORIES CELLULAIRES

Au début de la réaction aux traumatismes, la densité des cellules sphéruleuses, des cellules grises et des collencytes est voisine de celle observée dans les Éponges saines. Rapi-

dement, ces éléments vont devenir rares. Faute d'images suggestives, nous n'envisageous pas leur dédifférenciation pour expliquer leur disparition.

Par contre, deux processus de forte amplitude peuvent justifier leur élimination :

- Une partie de ces cellules dégénèrent. Leur membrane plasmique se désorganise, permettant l'émiettement de la cellule dont les fragments sont ensuite dispersés dans le milieu. La nécrose des cellules grises se singularise aussi par un regroupement des grains de glycogène en plages importantes et par la fusion des granules osmiophiles caractéristiques de cette catégorie cellulaire (pl. III, b).
- La plupart de ces cellules sont massivement phagocytées par les archéocytes hyalins ou les ovocytes anormaux qui en dérivent.

Discussion

Au moment de leur récolte, toutes les Éponges mises en élevage on utilisées comme témoins étaient saines. Ce n'est qu'après avoir subi une série de prélèvements que certaines d'entre elles ont réagi par la formation d'un tissu particulier qui n'existe pas dans les conditions naturelles.

Les traumatismes dus aux amputations successives déterminent cette réaction singulière. Elle correspond à l'arrêt d'une grande partie des échanges de l'Éponge avec le milieu extérieur, arrêt dû à la disparition du système aquifère et à la désintégration des corbeilles vibratiles. Elle se caractérise par une modification fonctionnelle des diverses catégories cellulaires qui s'accompagne essentiellement d'une dédifférenciation massive de certaines d'entre elles.

La réaction de Suberites massa met particulièrement en évidence une catégorie cellulaire, l'archéocyte hyalin qui sera pratiquement le seul élément constitutif des régions modifiées de l'Éponge traumatisée.

En l'absence de migrations ou de multiplications mitotiques de ces éléments, sculc l'hypothèse de transformations in situ de certaines catégories cellulaires différenciées de l'Éponge permet d'expliquer le nombre important des archéocytes hyalins.

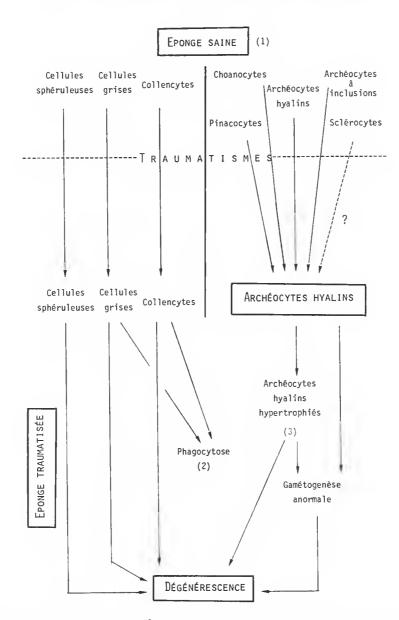
Il résulte de nos observations qu'il existe chez Suberites massa deux ensembles de cellules qui s'opposent par leur capacité de dédifférenciation (tabl. I).

Le premier comprend les cellules sphéruleuses, les cellules grises et les collencytes qui, abandonnant leurs positions fonctionnelles, se retrouvent dans le tissu réactionnel sans avoir subi de transformations sensibles. Ces cellules auraient acquis une différenciation définitive et leurs potentialités d'évolution seraient alors limitées.

An contraire, les choanocytes, les archéocytes et les pinacocytes peuvent se dédifférencier totalement, soulignant ainsi l'importante métaplasie qui caractérise certaines cellules de cette Éponge. Elles abandonnent leurs caractères initiaux et subissent des transformations qui leur font acquérir la structure de l'archéocyte hya!in.

L'apparition des archéocytes hyalins pourrait correspondre à la reconstitution d'une réserve embryonnaire comparativement à celle qui est décrite chez d'autres groupes animaux inférieurs. Mais, en fait, cette « réserve » embryonnaire n'existe que dans les potentialités de cellules fonctionnellement différenciées et elle n'apparaît que lorsque le besoin s'en fait sentir. Cependant, bien qu'ayant conservé la possibilité d'évoluer dans la voie

Tableau I. — Comportement des différentes catégories cellulaires au cours de la réaction de l'Éponge aux lésions répétées.



(1) : Catégories cellulaires constituant l'Éponge saine sans tenir compte de leur évolution au cours du cycle biologique annuel. (2) : Ces cellules sont l'objet d'une importante phagocytose de la part des archéocytes hyalins et des ovocytes anormaux qui en dérivent. (3) : Les archéocytes hyalins hypertrophiés peuvent être identifiés aux jeunes ovocytes en dégénérescence.

germinale, les archéocytes hyalins semblent incapables de retrouver une fonction somatique. Cette impossibilité pour Suberites massa de régénérer ses tissus fonctionnels trouverait peut-être son explication dans la disparition des cellules sphéruleuses des cellules grises et, plus particulièrement, des collencytes qui dégénèrent ou sont phagocytés par les archéocytes hyalins. Elle confirme ainsi le rôle fondamental attribué aux collencytes par Borojevic et Lévi (1965) puis par Borojevic (1966) qui démontre, au cours du développement de la larve de Mycale contarenii, que le sort d'une culture dépend directement de son pourcentage en collencytes.

Les lésions répétées aboutissent donc à une diminution des capacités de régénération de l'individu. Celles-ei atteignent un seuil critique au-delà duquel toute régénération s'avère impossible. Ne pouvant se redifférencier dans la voie somatique, les archéocytes hyalins vont dégénérer ou bien évoluer auparavant en gamètes.

En dégénérant, ils ont le même comportement que les néoblastes lorsque ehez la planaire *Dendrocoelum lacteum* l'amputation n'est pas suivie de régénération (Sréphan Dubois et Gusse, 1973).

L'orientation des archéoeytes hyalins vers la gamétogenèse est importante à souligner. Elle eonfirme les observations que nous avons réalisées sur l'origine des cellules germinales (Diaz et eoll., 1973). Cependant, il apparaît iei que les choanocytes ne représentent pas l'unique source des gamètes. En effet, les pinacocytes et les archéocytes en se transformant également en archéocytes hyalins manifestent des potentialités germinales.

Un autre aspect singulier de cette évolution germinale réside dans l'échee total de la gamétogenèse femelle. Cet échee semblerait davantage être la conséquence d'altérations physiologiques subies par l'Éponge plutôt que des conditions éeologiques défavorables. Ainsi, l'absence des éléments nourrieiers qui, au cours de l'ovogenèse, sont mobilisés par un ovoeyte privilégié, pourrait être déterminante. Leur rôle, qui serait donc essentiel pour la eroissance des gamètes femelles, s'avèrerait de moindre importance pour la spermatogenèse puisque les gamètes mâles parviennent à leur terme.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAGBY, R. M., 1972. Formation and differentiation of the upper pinacoderm in reaggregation masses of the sponge *Microciona prolifera* (Ellis and Solander). *J. exp. Zool.*, **180** (2): 217-243.
- Boilly, B., 1968. Étude ultrastructurale de l'évolution des tissus impliqués dans la régénération céphalique et caudale de *Syllis amica* Q. (Annélide Polychète). I. La dédifférenciation. J. Microscopie, 7: 865-876.
- Borojevic, R., 1966. Étude expérimentale de la différenciation des cellules de l'Éponge au cours de son développement. Devl Biol., 14: 130-153.
- Borojevic, R., W. G. Fry, W. C. Jones, C. Lévi, R. Rasmont, M. Sara et J. Vacelet, 1967. (paru 1968). Mise au point actuelle de la terminologie des Éponges. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, *Paris*, 2º sér., **39** (6): 1224-1235.
- Borojevic, R., et C. Lévi, 1964a. Étude au microscope électronique des cellules de l'Éponge: Ophlitaspongia seriata (Grant) au cours de la réorganisation après dissociation. Z. Zell-forsch. mikrosk. Anat., 64: 708-725.

- Borojevic, R., et C. Lévi, 1964b. Métamorphose artificielle de larves d'Éponges après dissociation et réagrégation des cellules larvaires. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 259: 4364-4366.
- Borojevic, R., et C. Lévi, 1965. Morphogenèse expérimentale d'une Éponge à partir de cellules de la larve nageante dissociée. Z. Zellforsch. mikrosk. Anat., 68: 57-69.
- Boury-Esnault, N., 1975. Les cellules grises des Démosponges. Sous presse.
- BOYER, B. C., 1972. Ultrastructural studies of differenciation in the oocyte of the Polyclad Turbellarian, *Prosthecaraeus floridanus*. J. Morph., **136**: 273-293.
- Brien, P., 1937. La réorganisation de l'Éponge après la dissociation par la filtration et phénomènes d'involution chez *Ephydatia fluviatilis*. Archs Biol., Liège, **48**: 185-268.
 - 1942. Études sur deux hydroïdes gymnoblastiques : Cladonema radiatum, Clava squamata. Mém. Acad. r. Belg., 20, 114 p.
- Brien, P., et M. Reniers-Decoen, 1955. La signification des cellules interstitielles des Hydres d'eau douce et le problème de la réserve embryonnaire. Bull. biol. Fr. Belg., 89: 258-325.
- Brøndsted, H. V., 1953. The ability to differentiate and the size of regenerated cells, after repeated regeneration in Spongilla lacustris. Q. Jl. microsc. Sci., 94: 177-184.
- Connes, R., 1968. Étude histologique et expérimentale de la régénération et de la reproduction asexuée chez *Tethya lyncurium* (= *T. aurantium* Pallas) (Démosponges). Thèse Faculté Sciences, Montpellier : 1-193.
- Connes, R., J. P. Diaz et J. Paris, 1972. Variations saisonnières des populations cellulaires de l'Éponge Suberites massa Nardo. I. Étude histologique et cytologique. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3º sér., nº 84, Zool. 63: 1013-1039.
- Connes, R., J. Paris et J. Sube, 1971. Réactions tissulaires de quelques Démosponges vis-àvis de leurs commensaux et parasites. *Naturaliste can.*, **98** : 923-935.
- Diaz, J. P., 1973. Cycle sexuel de deux Démosponges de l'étang de Thau : Suberites massa Nardo et Hymeniacidon caruncula Bowerbank. Bull. Soc. zool. Fr., 98 (1) : 145-156.
- Diaz, J. P., R. Connes et J. Paris, 1973. Origine de la lignée germinale chez une Démosponge de l'étang de Thau: Suberites massa Nardo. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 277: 661-664.
- Diaz, J. P., R. Connes et J. Paris, 1975. Étude ultrastructurale de l'ovogenèse d'une Démosponge: Suberites massa Nardo. J. Microscopie, 24 (1): 105-116.
- Dubosco, O., et O. Tuzet, 1936. Les amœbocytes et les cellules germinales des Éponges calcaires. Mém. Mus. r. Hist. nat. Belg., 2e sér., 3: 209-226.
- Emig, C. C., 1973. L'histogenèse régénératrice chez les Phoronidiens. Wilhelm Roux. Arch. Entw. Mech. Org., 173 (3): 235-248.
- FAURÉ-FREMIET, E., 1932a. Morphogenèse expérimentale (Reconstitution) chez Ficulina ficus L. Archs Anat. microsc., 28 (1): 1-80.
 - 1932b. Involution expérimentale et tension de structure dans les cultures de Ficulina ficus L. Archs Anat. microsc., 28 (1): 121-157.
- Galtsoff, P., 1925a. Regeneration after dissociation (an experimental study of Sponges). I. Behaviour of dissociated cells of *Microciona prolifera* Ver. under normal and altered conditions. J. exp. Zool., 42: 183-222.
 - 1925b. Regeneration after dissociation (an experimental study of Sponges). H. Histogenesis of *Microciona prolifera* Ver. J. exp. Zool., **42**: 223-251.
- Ganguly, B., 1960. The differenciating capacity of dissociated sponge cells. Wilhelm Roux. Arch. Entw Mech. Org., 152: 22-34.
- Ilabration, F. W., 1972. The nature and the role of the basal pinacoderm of Corvoneyenia carolinensis Harrison. Hydrobiologia., 39: 495-508.

- HAY, E. D., 1968. Dedifferentiation and metaplasia in vertebrate and invertebrate regeneration. In: H. Ursprung, ed., The stability of differentiated state, New York: 85-108.
- HAYNES, J., et A. BURNETT, 1963. Dedifferentiation and redifferentiation of cells in *Hydra viridis*. Science, N.Y., **142**: 1481-1483.
- Huet, M., 1966. Étude de la régénération chez Asterina gibbosa Penn. (Échinoderme, Asteride) par la méthode de l'irradiation aux rayons X. C. r. Séanc. Soc. Biol., 160: 466-469.
- Iluxley, J. S., 1921. Further studies on restitution bodies and free tissue culture in Sycon. Q. Jl. microsc. Sci., 65: 293-322.
- Ковоткоva, G. P., 1962. Behaviour of the cellular elements in the calcareous sponge *Leuco-solenia complicata* Mont. during regeneration. *Acta biol.*, Szeged, 13 (1): 1-30.
 - 1970. Étude morphologique comparée du développement des Éponges à partir de cellules dissociées. Cah. Biol. mar., 3: 325-354.
- Korotkova, G. P., S. M. Efremova et A. G. Kadanceva, 1965. Particularités de la morphogenèse lors du développement de Sycon lingua à partir de petits fragments du corps. En russe. Vest. Leningr. gos. Univ., 20 (21): 14-30.
- Lévi, C., 1956. Étude des *Halisarca* de Roscoff. Embryologie et systématique des Démosponges. Archs Zool. exp. gén., 93: 184 p.
- Maas, O., 1910a. Ueber Involutionserscheinungen bei Schwämmen und ihre Bedeutung für die Auffassung des Spongienkörpers. Festschr. z. 60 Geburtst. R. Hertwigs, 3: 93-130.
- 1910b. Ueber Nichtreregeneration bei Spongien. Arch. EntwMech. Org., 30: 356-376.
- Müller, K., 1911. Reduction bei Süsswasserschwämmen. Arch. Entw Mech. Org., 32: 557-607.
- Paris, J., 1961. Greffes et sérologic chez les Éponges siliceuses. Vie Milieu, suppl. 11: 1-74.
- Penney, J. T., 1933. Reduction and regeneration in the fresh water sponges (Spongilla discoides). J. exp. Zool., 65: 475-492.
- REYNOLDS, E. S., 1963. The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol., 17: 208-213.
- Simpson, T. L., 1968. The biology of the marine Sponge *Microciona prolifera* (Ellis and Solander). H. Temperature related, annual change in functional and reproductive elements with a description of larval metamorphosis. J. exp. mar. Biol. Ecol., 2: 252-277.
- Stéphan Dubois, F., et M. Gusse, 1973. Les néoblastes dans la régénération antérieure de *Dendro-coelum lacteum*, Turbullarié Triclade. Wilhelm Roux. *Arch. EntwMech. Org.*, **171** (4): 286-294.
- Sukhodol'Skaya, A. N., et A. M. Stolyarov, 1974. Particularités du développement d'Ephydatia fluviatilis à partir d'un fragment du corps. En Russe. Vest. leningr. gos. Univ., 15: 12-18.
- Thiery, J. P., 1967. Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. J. Microscopie, 6: 987-1018.
- Thiney, Y., 1972. Morphologie et cytochimie ultrastructurale de l'oscule d'Hippospongia communis Lmk et de sa régénération. Thèse Doct. Spec. Sci. Biol. nº 107, Université Claude Bernard, Lyon.
- Thouveny, Y., 1967. Les systèmes histogénétiques et la dédifférenciation cellulaire dans la morphogenèse des Annélides polychètes. Archs Zool. exp. gén., 108 (3): 347-386.
- Tuzet, O., et J. Paris, 1963. Recherches sur la régénération de Sycon raphanus O. S. Vie Milieu, 14 (2): 285-291.
- Tuzet, O., et J. Paris, 1964. Réactions tissulaires de l'Éponge Suberites domuncula (Olivi) Nardo, vis-à-vis de ses commensaux et parasites. Vie Milieu, suppl. 17: 145-155.

- Tuzet, O. et M. Pavans de Ceccatty, 1955. La mobilisation en amœbocytes des cellules des *Halisarca* (Éponges silicieuses). Les polyblastes chez les Éponges. C. r. Séanc. Soc. Biol., 149: 799-801.
- Vacelet, J., 1971. L'ultrastructure de la cuticule d'Éponges cornées du genre Verongia. J. Microscopie, 10: 113-116.
- Wilson, H. V., 1907. On some phenomena of coalescence and regeneration in Sponges. J. exp Biol., 5: 245-258.
 - 1932. Sponges and Biology. Am. Nat., 66: 159-170.
- Wilson, H. V., et J. T. Penney, 1930. The regeneration of sponges (*Microciona*) from dissociated cells. J. exp. Zool., **56**: 72-134.

Manuscrit déposé le 3 mars 1976.

PLANCHE I

a. — Région corticale réagissant aux lésions dans laquelle dominent les archéocytes hyalins (× 1 240)

b. — Formation du tissu réactionnel : apparition massive des archéocytes hyalins et simultanément désintégration du choanosome et du système aquifère. La densité cellulaire originelle est respectée. Transformation de choanocyte en archéocyte (→) (× 510).

c. — Transformations de pinacocytes en archéocytes hyalins (→) dans une zone de faible densité cellulaire (× 550).

d. — Tissu réactionnel composé d'archéocytes hyalins (× 320).

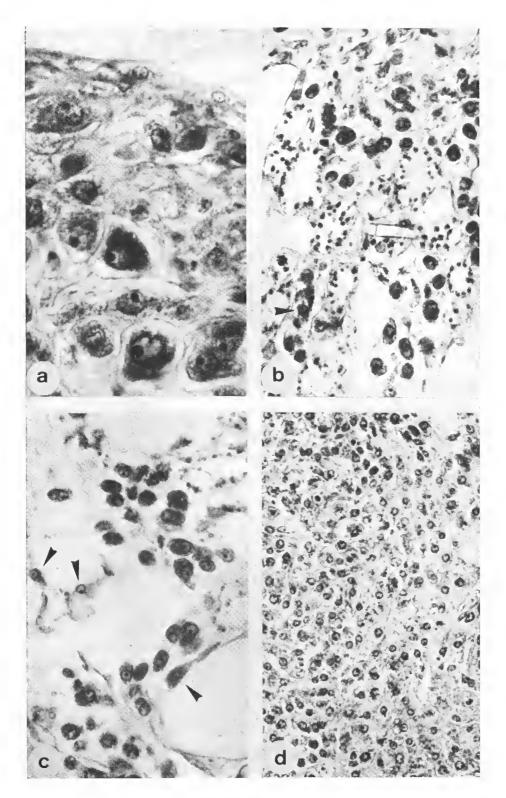


PLANCHE I

PLANCHE II

- a. Transformation d'un choanocyte en archéocyte hyalin dans une corbeille vibratile (CV). (\times 10 400) b. Même évolution à un stade plus avancé (\times 11 300). c. Archéocyte hyalin dans sa logette de collagène (\times 17 500).

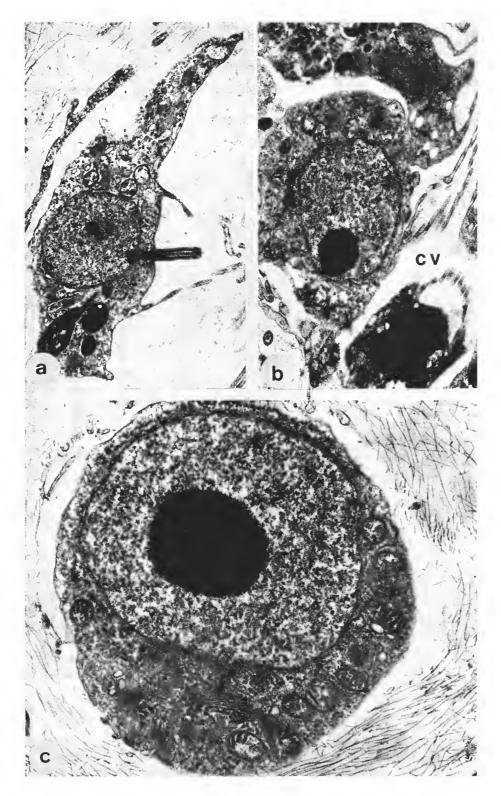


PLANCHE H

PLANCHE III

 a. — Transformation d'un archéocyte à inclusions en archéocyte hyalin. Noter les différents stades de résorption des réserves cytoplasmiques (IR) (× 14 900).

b. — Cellule grise en dégénérescence : regroupement des grains de glycogène (gl) en plages importantes.
 Fusion (f) des granules caractéristiques de cette catégorie cellulaire. Coloration au TCH — protéinate d'argent (× 1040).

c. — Migration de collencytes (col) qui abandonnent leur position autour des canaux (C) (× 480).

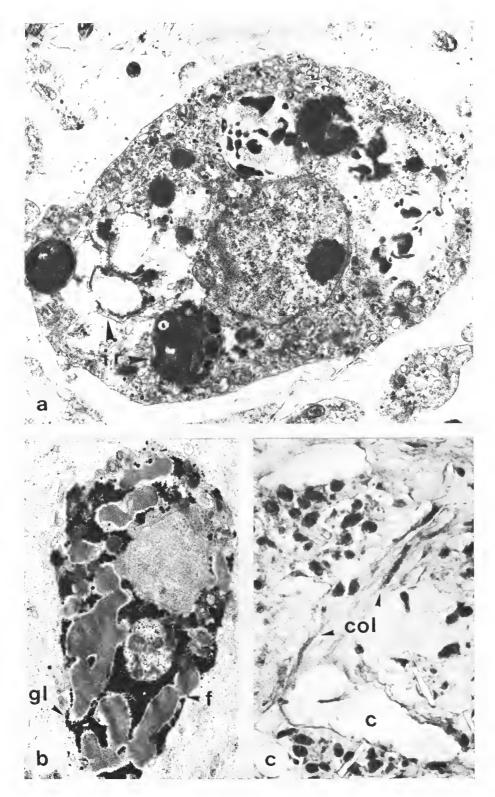


PLANCHE III

PLANCHE IV

Différents stades de la différenciation des pinacoeytes.

a. — Pinacocyte nucléolé en début de transformation (× 4 900).

b et c. — Archéocytes hyalins enfoncés dans le eollagène en bordure des canaux (c). Ils eonservent encore la forme élancée du pinaeoeyte. Ces clichés sont à rapprocher de la figure e de la planche Γ (b : \times 7 300; c : \times 7 100).

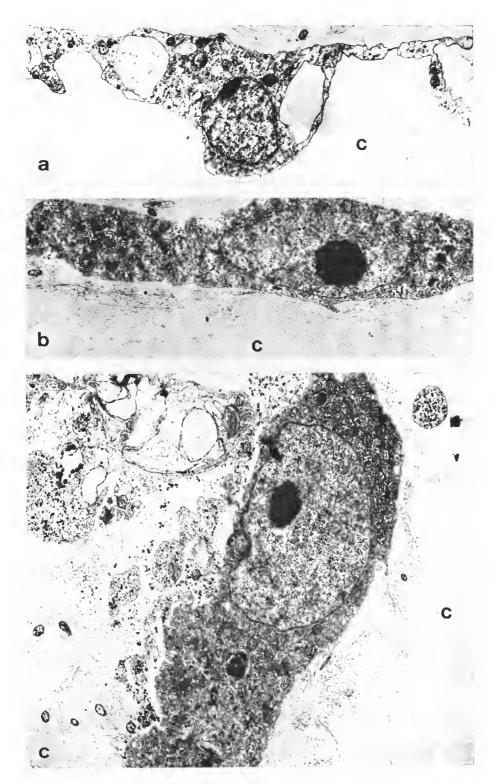


PLANCHE IV

PLANCHE V

- a. Archéocyte hyalin hypertrophié (début). On notera la multiplication des dictyosomes (G), la formation d'extrusions nucléaires (EN) et la présence de petites vésicules périnucléaires énigmatiques (V) (× 8 600).

 b. — Vésicules périnucléaires (V) et mitochondrie (m) autour du noyau (n) (× 32 000).

 c. — Archéocyte hyalin hypertrophié dont l'ultrastructure est identique aux ovocytes prévitellins en
- dégénérescence (\times 6 700).

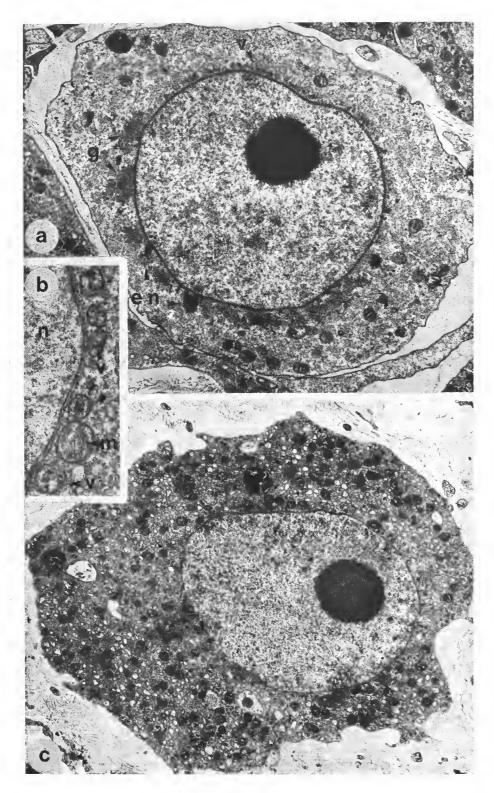


PLANCHE V

PLANCHE VI

a. — Archéocyte hyalin phagocyté par un congénère (× 8 600).
b. — Dégénérescence d'un archéocyte hyalin : début de l'altération du noyau (× 6 500).
c. — Dégénérescence d'un archéocyte hyalin. Le noyau se réduit à un saccule lobé à double membrane, logeant dans ses concavités les dictyosomes (G) et les vésicules énigmatiques (V) (× 14 300). d. — Évolution du tissu réactionnel : hypertrophie des archéocytes hyalins (AH) et amorce d'ovogenèse (O).

Noter l'aspect pycnotique de nombreuses cellules (× 540).

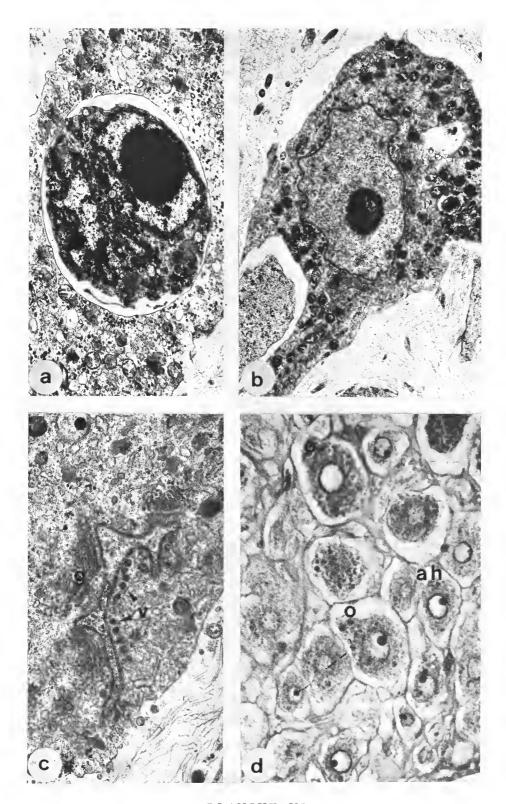


PLANCHE VI

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., no 445, mars-avril 1977, Zoologie 308 : 373-398.

Achevé d'imprimer le 30 juillet 1977.

IMPRIMERIE NATIONALE

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le texte doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres

et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les tableaux et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les références bibliographiques apparaîtront selon les modèles suivants :

BAUCHOT, M.-L., J. DAGET, J.-C. HUREAU et Th. MONOD, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat.*, *Paris*, 2^e sér., 42 (2): 301-304. TINBERGEN, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les dessins et cartes doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les photographies seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le Bulletin,

en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque cen-

trale du Muséum : 38, rue Geotfroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

